KURTZIANA 5: 407-423 Córdoba, Junio 1969

EL PROCESO SEXUAL EN ANGIOSPERMAS

ALFREDO E. COCUCCI

I. Introducción 407
II. Alternación de generaciones 411
III. Gametófito masculino 412
IV. Gametófito femenino 414
V. Gametos 418
VI. Acercamiento de los gametos 418
VII. Singamia 421
VIII. Bibliografía 422

I. INTRODUCCION

El impulso sexual es una de las fuerzas más poderosas de la naturaleza al cual todos los seres vivos rinden constante tributo; por él se renueva y evoluciona la materia viva; como tales, las plantas son silenciosas partícipes de dicho proceso.

La expresión del sexo, tanto en plantas como en animales, tiene una amplia gama de variaciones. A pesar de tratarse de un hecho que a diario acontece ante nuestros ojos, a menudo inadvertidamente, no es por ello mejor conocido.

En este último quinquenio se han acumulado evidencias suficientes como para tener una idea cabal de este proceso en Angiospermas. Su conocimiento integral resultó del encadenamiento de diversos hallazgos separados por considerable lapso.

El rastro de su historia resulta del mayor interés tanto por la sorprendente complejidad del fenómeno, como porque ilustra la forma lenta y penosa en que se ha ido acumulando el conocimiento que el hombre tiene de la naturaleza que lo rodea.

El proceso sexual y la necesidad de la fertilización para la producción de semillas en las plantas superiores, fue reconocido en forma empírica desde muy antiguo aunque no fue realmente comprendido.

Un bajorrelieve asirio de 885-860 A.C. —esculpido por un artista desconocido—, ilustra cómo se garantiza la producción de dátiles (Fig. 1) cuando se agita una panoja de flores masculinas sobre una femenina; ello implica el conocimiento de que el polvillo (polen) que se desprende de la panoja masculina juega un papel importante en la producción de los frutos.

Algo similar ocurrió con las civilizaciones del nuevo mundo. Durante siglos (500-700 A.C. cfr. Mac Neish, 1966) los indios americanos han cultivado el maíz, produciendo las numerosas variedades que hoy conocemos.

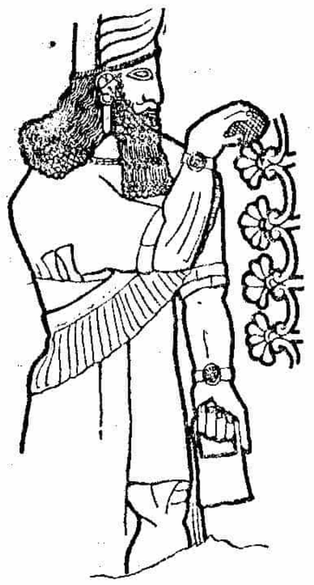

Fig. 1. — Bajorrelieve asirio que representa un sacerdote polinizando artificialmente palmeras datilíferas. Numerosos bajorrelieves asirios representan este tema. Los agentes polinizadores son siempre de proporciones gigantescas, comparados con las palmeras. Unas veces se trata de figuras humanas barbadas, otras, son personajes mitológicos con cabeza de águila, mostrando una lengua aguda a través de su pico entreabierto. En ambos casos la actitud es la misma; la mano derecha alzada sostiene un cuerpo imbricado (inflorescencia masculina) por encima de las palmeras que serán fertilizadas; la mano izquierda sostiene un pequeño canasto que se supone el elemento portador de la inflorescencia masculina. Conviene destacar que las representaciones de las inflorescencias, y, sobre todo, las palmeras, son en extremo estilizadas. Basado en una reproducción. (Wodehouse, 1935).

Es difícil imaginar el alto grado de perfección logrado en este objetivo sin que se haya reconocido empíricamente la necesidad del proceso sexual para la producción de frutos.

Así ha ocurrido en efecto; ciertas prácticas para evitar la fecundación cruzada tanto como ilustraciones (Fig. 2) halladas en un

Fig. 2. — Diseño del dios azteca de la lluvia. En la mano izquierda sostiene una planta de maíz con panoja de flores estaminadas y una mazorca, y en la derecha un cetro. La parte superior de este último se ha interpretado como una grosera estilización de los granos de polen sobre los estigmas del maíz. Redibujado de una reproducción. (Cfr. Reed, 1942).

códice azteca sobre el cultivo del maíz (Reed, 1942) indican claramente que la polinización fue reconocida como condición *sine qua non* para la producción de granos.

Las primeras observaciones registradas en tiempos modernos datan del siglo 17 de nuestra era; varios nombres de ilustres científicos se hallan comprometidos en el esclarecimiento de este maravilloso proceso. Las evidencias que eslabonan este conocimiento son fragmentarias y están separadas por considerables intervalos de tiempo, en gran parte debido a las limitaciones del instrumental de la época.

Veamos en rápida síntesis cronológica quiénes fueron estos incansables escrutadores de la naturaleza y cuáles fueron los hallazgos a que los condujo su inagotable curiosidad.

Grew

Nehemiah Grew (1641-1712). Poseía formación médica, pero fue su espíritu piadoso que lo indujo a explorar en el mundo vegetal, porque, según sus palabras, plantas y animales "fueron los primeros en salir de la misma mano y son, por consiguiente, creación de la misma sabiduría".

En su "Anatomía de las plantas" (1682) señala que los estambres, que él llama "attire", producen granos o granitos perfectos (polen) que describe e ilustra cuidadosamente, indicando más tarde, que en su opinión, sirven como agente masculino.

Malpighi

Marcello Malpighi (1628-1694). Este anatomista insigne del siglo 17 recorrió con su escarpelo cuanto objeto viviente llegara a su alcance. Se ocupó extensamente de las plantas superiores (1687); al referirse a las flores describe e ilustra disecciones de ovarios (que llama *uterus*), y óvulos conteniendo embriones (que llama *foetus*) en estados tempranos de desarrollo donde pueden apreciarse también el endosperma. Si bien la interpretación de estas estructuras no fue del todo correcta, a él debe atribuirse el descubrimiento de los óvulos vegetales; asimismo ilustró y describió el polen contenido en las anteras casi al mismo tiempo que Grew, sin embargo no llegó a comprender su verdadera función.

Rudolph Jacob Camerarius (1665-1721). Nacido en Tübingen pasó toda su vida en el mismo lugar, fue director del Jardín Botánico y luego profesor de la Universidad.

Camerarius

Su obra es conocida principalmente a través de una carta, *De sexu plantarum* (1694) dirigida a un colega de Giessen. En ella relata cómo comprobó experimentalmente la necesidad de la polinización para la formación de frutos: además interpretó los estambres como la parte masculina de la planta.

Gianbattista Amici (1786-1863). Matemático, naturalista y fabricante de los mejores microscopios de su época, descubrió el tubo polínico (1824-1847) y describió cómo germina sobre el estigma, siguiendo su trayecto hasta penetrar el óvulo por el micrópilo y ponerse en contacto con el saco embrionario donde liberaba una "substancia" que fertilizaba una vesícula (oósfera) allí existente.

Amici

K. Naegeli (1817-1891). Dió a conocer (1842) la existencia de 2 núcleos (núcleo generativo y vegetativo) en el grano de polen.

Wilhelm Hofmeister (1824-1877). Dos descubrimientos trascendentales que revolucionaron las ciencias botánicas se deben al genio de este singular investigador germano. Primero el esclarecimiento de la estructura completa del saco embrionario (1849) y confirmación de los hallazgos de Amici. Segundo el descubrimiento de la alternación de generaciones en Briófitas y Pteridófitas (1851).

Hofmeister

Hofmeister abandonó sus estudios a los 15 años para dedicarse al comercio, pero empleó sus momentos libres en el estudio de la botánica. Cuando sólo contaba 24 años de edad publicó su "Estudio embriológico sobre las plantas con flores", que le confirió inmediata notoriedad en el mundo científico.

Strasburger

Edward Strasburger (1844-1912), describió, en 1884, la formación de 2 núcleos masculinos a partir del núcleo generativo y observó por primera vez la fusión de un núcleo masculino proveniente del tubo polínico con la gameta femenina registrando este proceso como la fertilización.

Sergius Navashin (1857 - 1930) descubre la doble fertilización al reinvestigar el proceso en *Lilium martagon y Fritillaria tenella* (1898).

Navashin

II. ALTERNACION DE GENERACIONES

El ciclo vital de los vegetales superiores comprende 3 generaciones: una asexuada que produce esporas (esporófito), una sexuada que produce gametos (gametófito), y otra generación auxiliar (xenófito [1] o endosperma) que no produce estructuras reproductivas.

El esporófito es un individuo de organización muy compleja, formado por células diploides, capaz de producir 2 tipos de esporangios; microsporangios (sacos polínicos) y megasporangios (óvulos). Los primeros producen esporas pequeñas (granos de polen o micrósporas) que abandonarán el esporangio a la madurez, y los segundos producen esporas grandes (megásporas) que siempre permanecen dentro del esporangio.

Los gametófitos son, por el contrario, individuos de organización sencilla y compuestos por muy pocas células vegetativas. Como que todas las Angiospermas poseen sexos separados [2], existen por lo

[1] Xenófito es un término acuñado por Treléase en 1916 para referirse a la generación del endosperma en el mismo sentido con que se emplean las voces gametófito y esporófito.

[2] En libros de texto y en trabajos científicos se emplean con frecuencia los términos masculino, femenino y hermafrodita aplicados a las flores; sin embargo serían más apropiados los términos estaminado, pistilado y perfecto o completo en lugar de los primeros. La razón de esta sugestión se funda en que las flores, como parte del esporófito, no poseen órganos sexuales y por lo tanto sexo, mientras que siendo los gametófitos femenino y masculino los indi-

tanto 2 tipos de gametófitos, el masculino y el femenino que producen los correspondientes gametos.

El xenófito o endosperma es una generación auxiliar (generalmente triploide) compuesta de células, por lo común, de organización semejante. No produce elementos reproductivos que se integren al ciclo sino que es originada por concurso de los gametófitos cada vez que ocurre el proceso sexual. Representa al período de desarrollo iniciado por la fusión de un gameto masculino con la célula media y tiene por función esencial nutrir al embrión.

A continuación (Fig. 3) se ilustran diagramáticamente el ciclo vital idealizado de una Angiosperma. En él puede apreciarse cómo las esporas haploides producidas por el esporófito, generan a los individuos gametofíticos, también haploides, y éstos, a su vez, luego del proceso sexual originan por un lado un zigoto (diploide), que después de la etapa embrional rematará con el esporófito adulto, y por otro, la célula endospermogenética que formará el endosperma.

En esta forma alternan una generación gametofítica con una esporofítica quedando fuera del ciclo reproductivo la generación auxiliar del xenófito (Fig. 4).

En lo que sigue nos dedicaremos a analizar la generación gametofítica poniendo especial énfasis en el proceso de fertilización.

III. GAMETOFITO MASCULINO

El gametófito masculino posee una sola célula vegetativa (en la literatura antigua referida como núcleo vegetativo), llamada célula sifonogénica, en razón de que formará el tubo polínico. Los gametos carecen de flagelos y son siempre 2, originándose en una pequeñísima célula llamada célula generativa o gametogénica. La primera parte de la vida del gametófito se desarrollará dentro de la micróspora pero, luego, al germinar sobre el estigma, continúa desarrollándose sobre la superficie de células secretoras o atravesando los tejidos estigmáticos y transmisores [3].

viduos realmente sexuados, a ellos debe restringirse esta nomenclatura. La peculiar circunstancia de que el gametófito femenino es siempre parásito obligado del esporófito, ha favorecido, por extensión, el atribuir sexo a las flores, pero en sentido estricto es incorrecto. Por ello, ninguna especie de Fanerógamas es rigurosamente "hermafrodita" ya que siempre los respectivos gametófitos (femenino y masculino) son plantas separadas.

[3] Tejidos especializados del pistilo por los cuales se desplazan los tubos polínicos hasta alcanzar el óvulo.

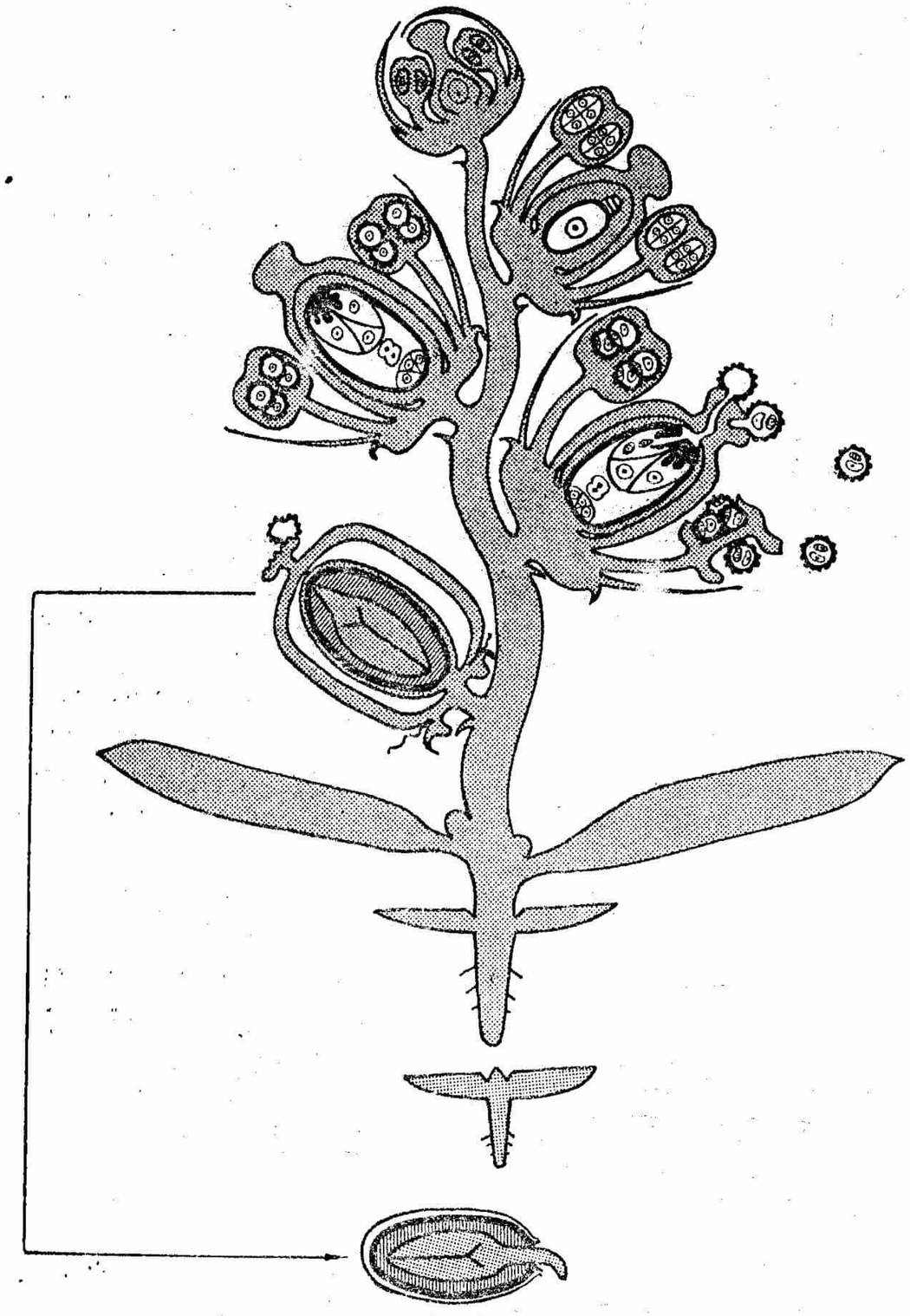

FIG. 3. — Esquema diagramático del ciclo biológico de una especie de Angiospermas Dicotiledóneas. Las áreas punteadas representan tejidos diploides, mientras las rayadas señalan tejidos triploides. Los diseños de línea sobre fondo blanco aluden a tejidos o células haploides. El dibujo de la parte inferior representa una semilla; el que sigue, hacia arriba, una plántula nacida de la misma, y el último una planta adulta con cotiledones más 2 hojas vegetativas y sus respectivas yemas. El eje se continúa en una inflorescencia racimosa. La flor terminal es un pimpollo, las que le siguen en orden descendente constituyen estados progresivos de desarrollo hasta terminar con un fruto.

Hay 2 tipos de Angiospermas en cuanto al momento en que se forman los gametos: en unas especies estos se diferencian dentro de las micrósporas, mientras que en otras lo hacen en el seno del tubo polínico [4] (Fig. 5).

Aparentemente hay acentuada variación en el estado de los orgánulos de la célula sifonogénica en diferentes especies, debido principalmente a la retención del poder germinativo y a la longevidad del gametófito después de la germinación; sin embargo plástidos, mitocondrios, dictiosomas, ribosomas, retículo endoplásmico, esférulas de lípidos y vacuolas son componentes característicos. De todos los sistemas de orgánulos mencionados, el dictiosómico es sin duda el más relevante, como que a él le toca el tremendo trabajo de construir con rapidez y eficiencia la pared celular del tubo polínico (Sassen, 1964; Larson, 1965; Rosen & Gawlik, 1965).

La célula gametogénica por su parte, es muy diferente no sólo por su reducido tamaño y la relación en volumen entre el citoplasma y el núcleo, sino por los sistemas de orgánulos que contiene. En efecto, estos últimos son reducidos, algunos faltando a menudo por completo; siendo el volumen del núcleo considerablemente mayor que el del citoplasma. Mitocondrios y plástidos rudimentarios se hallan en algunas especies, faltando estos últimos o ambos, en otras. Conviene hacer presente que la célula gametogénica posee una consistente pared celular que la separa del citoplasma de la célula sifonogénica donde se halla incluída.

Los gametos son aún más reducidos en su contenido citoplásmico; en casos superespecializados (*Orchidaceae*), sólo se han localizado ribosomas libres en la matriz citoplásmica.

IV. GAMETOFITO FEMENINO

Más conocido con el nombre de saco embrionario, término si se quiere impropio ya que no existe una estructura que pueda compararse con un saco, por lo menos cuando el gametófito está maduro, aunque en estados tempranos durante la ontogenia hallamos una estructura cenocítica que dió pie a la idea de que se trataba de un saco conteniendo citoplasma y núcleos, sin límite aparente

[4] Estos dos tipos ocurren tanto en Mono- como en Dicotiledóneas. Ordenes completos, grupos de familias dentro de un orden o géneros aislados se caracterizan por un mismo tipo; raramente las diferentes especies de un mismo género presentan alternativamente uno u otro (Brewbaker. 1967).

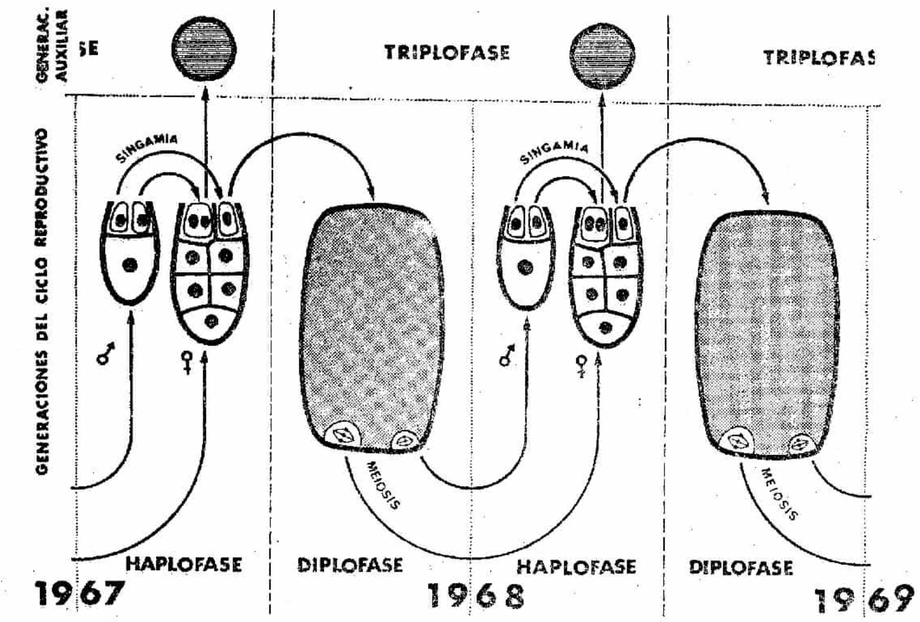

Fig. 4. — Esquema diagramático de las 3 generaciones que integran el ciclo vital de Angiospermas en función de tiempo. Por razones didácticas no se han conservado las relaciones de dependencia ni la forma y arreglo de las mismas. Areas rayadas, endosperma; áreas punteadas, esporófito; diseño de líneas sobre fondo blanco, gametófitos; en estos últimos se han representado la totalidad de las células componentes pero no se respetó la disposición espacial. Líneas de guiones separan períodos anuales. Líneas de puntos separan fases y las generaciones en ellas comprendidas.

entre célula y célula; sin embargo la citocinesis ocurre cuando han cesado las divisiones nucleares organizándose en una estructura celular. Por ello, los términos gametófito femenino, o megagametófito, son preferibles.

Por lo común[5] se compone de 5 células vegetativas (2 sinérgidas y 3 antípodas), una célula gamética (oósfera) y una célula muy especial llamada célula media (Fig. 6).

La célula media posee un núcleo diploide o, según las especies, 2 núcleos haploides, que se fusionarán más tarde, contrariamente a todas las células restantes siempre uninucleadas del megagametófito, cuyos núcleos son haploides; como veremos en detalle más adelante, uno de los gametos masculinos se fusionará con esta célula media, pues ella está dotada de potencialidades gaméticas.

Plástidos, mitocondrios, dictiosomas, ribosomas, retículo endoplásmico, esférulas de lípidos y vacuolos son orgánulos característicos de todas las células del megagametófito; ellos difieren en posición relativa y estado según las especies.

Todas las células poseen pared celular, que, en algunos lugares, es más delgada que en otros. Con la ayuda del microscopio electrónico se ha podido poner de manifiesto una interrupción de esta pared celular, en una reducida área donde colindan sinérgidas, oósfera y célula media (Jensen, 1965 a y b); este contacto directo entre los respectivos plasmalemas[6] es transitorio, pues desaparece al avanzar la construcción de paredes celulares que, iniciada al comienzo de la megagametogénesis, continúa hasta después de la fecundación.

Las células más llamativas por su organización son, sin duda, las sinérgidas; en efecto, en su polo micropilar se ha diferenciado una estructura continua con la pared celular, a menudo de apariencia fibrosa, y que se denomina aparato filar. Por largo tiempo se ignoró su origen y función; hoy sabemos que se origina principalmente por actividad dictiosómica, y que cumple la importantísima función de recibir al tubo polínico. Diversos hidratos de carbono intervienen en su composición química, principalmente hemicelulosa y pectina (Jensen, 1965 a).

5 El 70 % de las especies de Angiospermas tiene un gametófito como el aquí descripto; sin embargo, hay otros casos especiales; por referencias a este respecto ver Maheshwari, 1952; Johri, 1963.

6 Membrana plasmática.

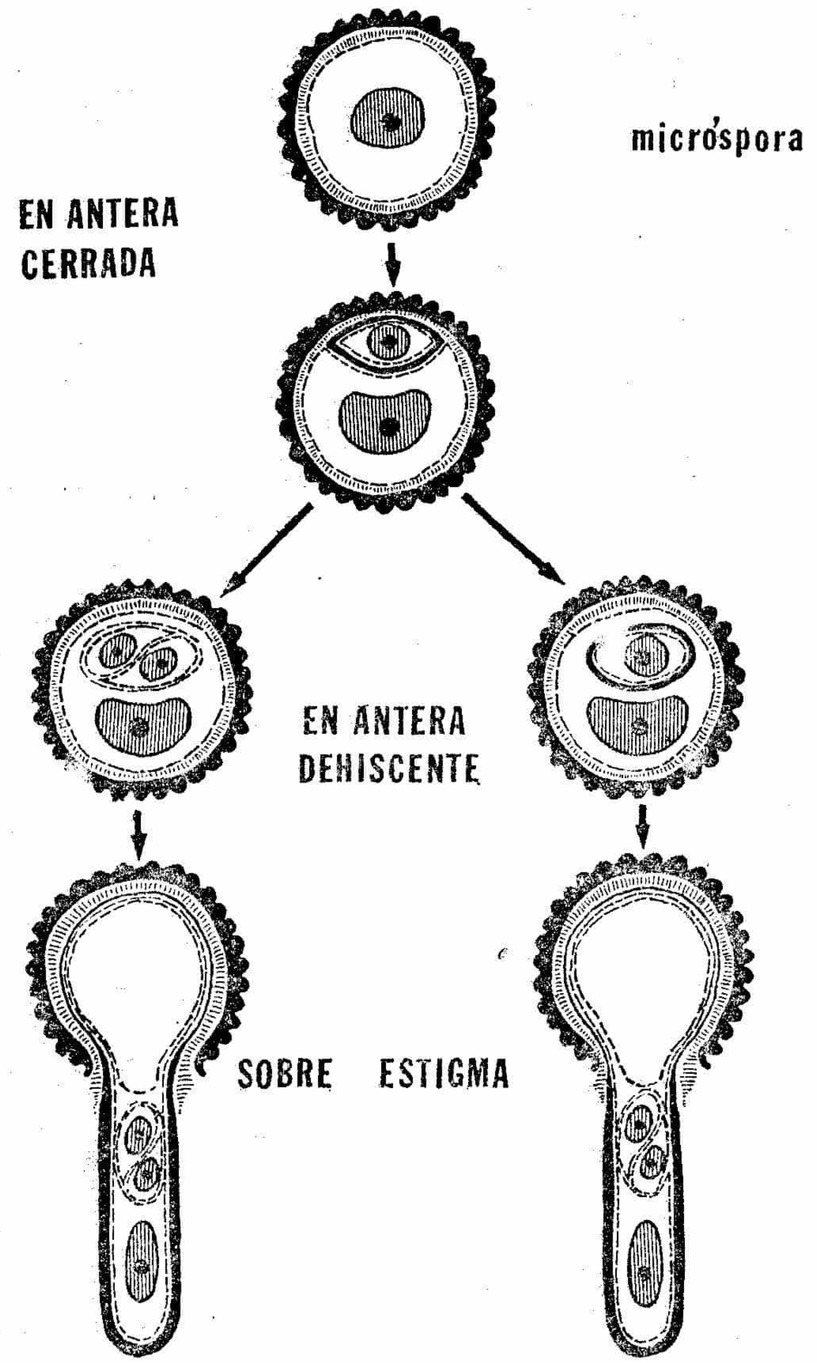

Fig. 5. — Esquema diagramático de las 2 alternativas conocidas en el desarrollo del gametófito masculino. Hacia la izquierda formación de gametos antes de la deshiscencia de la antera. Hacia la derecha formación de gametos dentro del tubo polínico. (Simbolismo igual que en Fig. 6).

V. GAMETOS

Los *gametos masculinos* son las células más modificadas de la fase haploide. En efecto, son las más pequeñas, carecen de pared celular, es decir son desnudas, y su citoplasma presenta distintos grados de simplificación.

Si bien es cierto que la célula gametogénica que los origina posee pared celular, esta desaparece gradualmente en el trayecto por el tubo polínico. No sería improbable que en algunos casos existiera una pared celular o trazas de ella, al menos en los estados iniciales, pero, de todos modos, cuando los gametos masculinos se aproximan a su meta son desnudos.

La actividad desarrollada por estas células es mínima, como lo prueba el estado rudimentario de los mitocondrios y plástidos que, en algunos casos, faltan por completo. Al parecer, no se mueven, siendo transportados pasivamente en el seno del citoplasma de la célula sifonogénica, conforme crece el tubo polínico.

El gameto femenino es una célula mucho más completa aunque aparentemente hay reducción de ciertos orgánulos, como es el caso de *Orchidaceae,* donde faltarían dictiosomas. Siempre se halla asociada con las sinérgidas, existiendo contacto directo entre ambos plasmalemas en la zona calazal, a través de la abertura antes descripta en la pared celular limitante.

VI. ACERCAMIENTO DE LOS GAMETOS

El gameto femenino (oósfera) es inmóvil, y el gametófito que lo aloja permanece parásito del esporófito que le dió origen; por lo tanto, sólo le resta esperar que los gametófitos masculinos hagan todo el movimiento necesario para entrar en contacto.

En la mayoría de los representantes del reino animal y en muchos vegetales inferiores, este proceso es menos dramático ya que ambas partes juegan un papel activo trasladándose uno hacia el otro ya sea por tierra, agua o aire, hasta cumplir el acto que perpetuará la especie.

El caso de las plantas superiores es mucho más riesgoso y desesperado. Los gametófitos masculinos si bien libres, son incapaces de trasladarse por sí mismos de manera que se hallan forzados a utilizar un medio extraño, aire, agua u otros seres vivos (insectos,

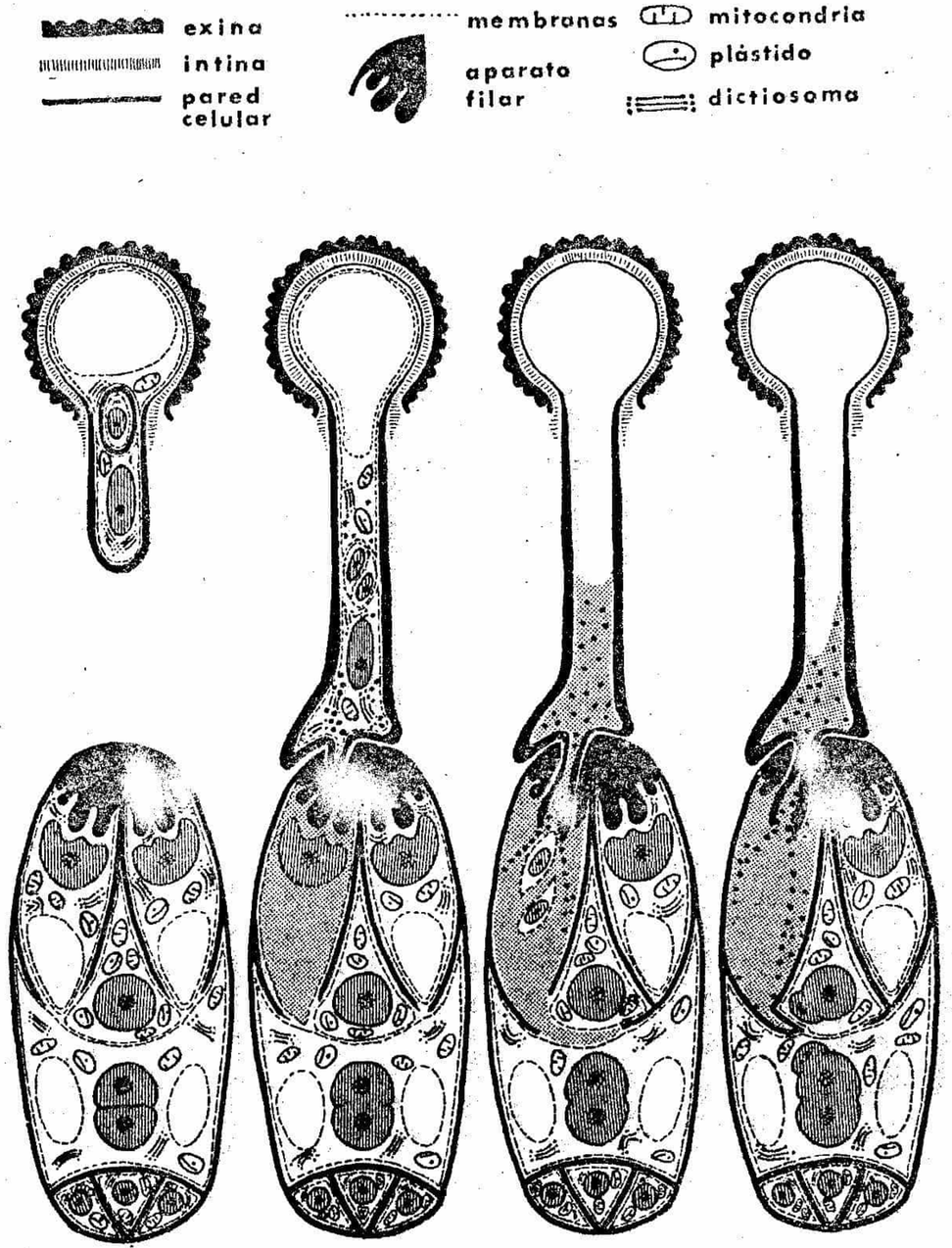

FIG. 6. — Esquema diagramático de los gametófitos de Angiospermas durante el proceso sexual. En el extremo superior se ha representado la simbología empleada, las áreas rayadas corresponden a los núcleos, y las punteadas, al citoplasma degenerado después de la desorganización de los sistemas de membrana. De izquierda a derecha estados progresivos de los gametófitos masculinos (arriba) y femeninos (abajo) culminando en la fecundación. Nótese en la segunda figura de la izquierda la incipiente formación del tubo copulador insinuándose a través del aparato filar de la sinérgida degenerada. La tercera figura ilustra el momento de la descarga de los gametos masculinos y la cuarta la fusión de estos últimos con la oósfera y la célula media. En ambas el tubo copulador ha atravesado por completo el aparato filar abriéndose hacia el interior de la sinérgida. En forma de puntos negros se han representado los contenidos de las vesículas dictiosómicas, esparcidas en el citoplasma degenerado del tubo y la sinérgida implicada.

aves y mamíferos). A través de los milenios en que han evolucionado las Angiospermas, se han desarrollado curiosos y elaborados mecanismos que aseguran el transporte involuntario del polen hasta las flores que alojan los gametófitos femeninos. En esta primera etapa, conocida como polinización, hay grandes pérdidas de gametófitos masculinos que sucumben sin esperanzas; sólo un reducidísimo número llega hasta los estigmas donde se inicia la segunda etapa. Esta etapa comprende la germinación de los granos de polen, sobre el estigma, y la formación del tubo polínico que se desplaza, por crecimiento, desde aquel lugar hasta los óvulos. Como ya adelantáramos, los tubos polínicos crecen sobre la superficie de tejidos secretores o atraviesan los tejidos estigmáticos y transmisores. Cuando llegan a los óvulos, comúnmente penetran por el micrópilo y se ponen en contacto con el megagametófito. La carrera de los tubos polínicos tocó a su fin; el regocijo fue de muchos, la gloria de unos pocos.

Llegando a este punto, es muy difícil de analizar el material, particularmente con el microscopio luminoso, sobre todo a causa de los profundos cambios en la organización de algunas células, y por la rapidez con que ocurren los hechos. La idea mejor aceptada y más difundida entre los botánicos contemporáneos, es que el tubo polínico penetra directamente la oósfera y la célula media, ya sea pasando entre las dos sinérgidas o sobre ellas; se trataría de un acto en el cual actuarían principalmente fuerzas físicas que a menudo ocasionarían la destrucción de una sinérgida, debido al impacto producido.

Investigaciones recientes (Cocucci, 1964; Pluijm, 1964) con microscopio luminoso y electrónico, sin embargo, han aportado evidencias en favor de ideas iconoclásticas ya esbozadas en la década del 20 de este siglo (Wylie, 1923-1941).

En efecto, el proceso de penetración del tubo polínico no es de ninguna manera violento, actuando principalmente sistemas enzimáticos, más que fuerzas físicas; el tubo no penetra directamente, ni por la oósfera, ni por la célula media, sino a través de una de las sinérgidas que recibe los 2 gametos y parte de su protoplasma. El aparato filar juega un papel fundamental con relación a la penetración del tubo polínico. En efecto; el tubo polínico siempre hace contacto con él y lo atraviesa, formándose un poro en el tubo hacia

el interior de la sinérgida penetrada; a través de este poro se efectúa la descarga (Fig. 6).

La peculiaridad más notable del tubo polínico como de la sinérgida implicada, es la completa desorganización de los sistemas de membrana, de modo que los respectivos orgánulos celulares son irreconocibles; sólo restan sus contenidos con los cuales podemos inferir su origen. Así, los contenidos de las características vesículas dictiosómicas del tubo polínico, constituyen uno de los elementos más fáciles de reconocer dentro de la sinérgida degenerada, y resultan, en consecuencia, un excelente indicador de que la descarga del tubo polínico ha ocurrido.

VII. SINGAMIA

Se han cumplido las 3 etapas de aproximación de los gametos masculinos: 1, de la antera al estigma; 2, del estigma al óvulo; 3, pasaje a través de una sinérgida.

Faltan datos que permitan generalizar cómo es el mecanismo de entrada de los gametos dentro de la oósfera y la célula media; sin embargo, las evidencias existentes indican que el citoplasma de las células masculinas se pierde en su paso a través de la sinérgida, y solamente el núcleo alcanzaría las células antedichas.

La fecundación ha terminado; la oósfera es ahora una zigota (diploide) y la célula media es la célula endospermogénica (célula madre del endosperma, triploide).

No cabe duda de que el proceso sexual de Angiospermas es sino el más, al menos uno de los más complicados de los seres vivos; pensemos si no en las complejas variaciones de las 3 etapas que cumplen los gametófitos masculinos, y en la espectacular característica de que sus gametos son finalmente transferidos por una célula (sinérgida) a la oósfera y la célula media.

Esta última peculiaridad quizás no tenga paralelo entre los seres vivos; un caso parecido, sin embargo, ha sido señalado en Espongiarios, donde el espermatozoide penetra un coanocito, siendo transferido por éste a la célula huevo (Gatenby, 1920).

NOTA: Para la realización de este artículo he utilizado principalmente, datos todavía inéditos, que obtuve (1967) sobre materiales de *Epidendrum scutella* Lindl. (*Orchidaceae*) en el laboratorio del Prof. William Jensen (Berkeley, Universidad de California) mientras realizaba —auspiciado por el

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina investigaciones embriológicas con el microscopio electrónico.

Asimismo los Doctores W. JENSEN y D. FISHER me facilitaron datos, también inéditos, de estudios similares que han realizado sobre gametófitos femeninos y masculinos de *Gossipium hirsutum* L. (*Malvaceae*), por ello, les expreso mi profundo reconocimiento.

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES — FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES — DIVISION DE INVESTIGACIONES

VIII. BIBLIOGRAFIA

AMICI, GIOVANI BATTISTA. 1824. Observations microscopiques sur diverses espéces de plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 2: 41-70, 211-248.
— 1847. Sur la fécondation des Orchidées. *Ann. Sc. Nat.* III, 7: 193-205, pl. 10.

BREWBAKER, JAMES L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate pollen grains in the Angiosperms. *Am. Jour. Bot.* 54 (9): 1069-1083, f. 1-2, pl. 1.

CAMERARIUS, RUDOLF JACOB. 1694. Ueber das Geschlecht der Pflanzen (De sexu plantarum epistola). Translated by M. Möbius. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1899. [Obra no vista, dato tomado de WODEHOUSE, 1935].

COCUCCI ALFREDO E. 1964. The life-history of *Aa achalensis* SCHLECHT (*Orchidaceae*). *Phytomorphology* 14: 588-597, f. 1-6.

DE ROBERTIS, E. D. P., W. W. NOVINSKI, F. A. SAEZ. 1965. *Biología celular* i-xx, 1-591, ilus. El Ateneo, Buenos Aires.

GATENBY, BRONTE. 1920. The germ-cells, fertilization, and early development of *Grantia* (*Sycon*) *compressa*. *Jour. Linn. Soc. Zool.* 34: 216-297, pl. 19-23.

GREW, NEHEMIAH. 1682. *The anatomy of plants.* London.

HOFMEISTER, WILHELM. 1849. *Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen.* Leipzig.
— 1851. *Vegl. Unters. Über Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptog. usw.*

JENSEN, W. A. 1965 a. The ultrastructure and composition of the synergids in cotton. *Am. Jour. Bot.* 52 (3): 238-256.
— 1965 b. The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. *Am. Journ. Bot.* (52 (8): 781-797, f. 1-19.

JOHRI, B. M. 1963. Female gametophyte. P. MAHESHWARI. *Recent advances in the embryology of Angiosperms*: 69-103. Delhi, India.

LARSON, DONALD. 1965. Fine-structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. *Am. Jour. Bot.* 52 (2): 139-154, f. 1-21.

MAC NEISH, R. S. 1966. Los orígenes de la agricultura americana. *Ciencia e Investigación* 22 (9): 409-417. (Traducción del inglés por S. GONZÁLEZ DEL SOLAR, fecha de publicación original, junio 1965).

MAHESHWARI, P. 1950. *An introduction to the embryology of Angiosperms* i-x; 1-453, f. 1-216. New York.

MALPIGHI, MARCELLI. 1687. Anatomes plantarum in *Opera omnia*: 1-170. Lugduni Batavorum, Apud Petrum Vander Aa.

NAEGELI, K. 1842. *Zur Entwicklungsgeschichte des Pollen bei den Phanerogamen.* Zurich.

NAVASHIN, S. G. 1898. Peresmotr protsessov oplodotvoreniya u *Lilium martagon* i *Fritillaria tenella* (Review of Fertilization Process in *Lilium martagon and Fritillaria tenella*) *Izvestiya Akademii Nauk* 9 (4). [Obra no vista, dato tomado de PODDUBNAYA-ARNOLDI, 1959].

PLUIJM, J. E. VAN DER. 1964. An electron microscopic investigation of the filiform apparatus in the embryo sac of *Torenia fournieri* in H. F. LINSKEN. *Pollen physiology and fertilization*, p. 8-16. North Holland Pub. Co. Amsterdam.

PODDUBNAYA-ARNOLDI, V. A. 1958. Data on history of investigations of the fertilization process in Angiosperms. *Trudy Glavnogo Botanicheskogo Sada* (Pushkinskoe) 6: 7-48 (Translated from Russian IPST Cat. Nº 1331. Published pursuant to an agreement with the U. S. Department of Agriculture and the National Science Foundation, Washington D. C., by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1961).

REED, HOWARD S. 1942. *A short history of the plant sciences*: 1-320, f. 1-37. Waltham, Mass.

ROSEN, W. G. & S. R. GAWLIK. 1965. Fine structure of Lilly pollen tubes following various fixation and staining procedures. *Protoplasma* 61 (1-2): 181-191, f. 1-13.

SASSEN, M. M. A. 1964. Fine structure of petunia pollen grain and pollen tube. *Acta Botanica Neerlandica* 13: 175-181.

TRELEASE, W. 1916. Two new terms cormophytaster and xeniophyte axiomaticaly fundamental in Botany. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 55 (3): 237-242.

WODEHOUSE, R. P. 1935. *Pollen grains, their structure, identification and significance in science and medicine*: i-xv, 1-574, f. 1-123. New York.

WYLIE, R. B. 1923. Sperms of *Vallisneria spiralis*. *Bot. Gaz.* 74: 191-202.
— 1941. Some aspects of fertilization in *Vallisneria*. *Am. Jour. Bot.* 28 (2): 169-174, f. 1-9.

Ministerio de Educación de la Nación — FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES — UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

BIBLIOTECA

INDICE

ARIZA ESPINAR LUIS
Notas sobre *Compositae* argentinas 297

BEROQUI DE MARTÍNEZ MARTHA
Una nueva especie de *Achlya* (*Saprolegniales, Phycomycetes*) 95

CARO JOSÉ A.
Las especies de *Melica* (*Gramineae*) de la región central argentina .. 269

CARO JOSÉ A.
Nota sinonímica en el género *Duranta* (*Verbenaceae*) 401

CARO JOSÉ A. y EVANGELINA SÁNCHEZ
Las especies de *Cynodon* (*Gramineae*) de la República Argentina .. 191

CARO JOSÉ A.
Ver EVANGELINA SÁNCHEZ y JOSÉ A. CARO

COCUCCI ALFREDO E.
Embriología de Orquídeas. La megáspora de *Epidendrum scutella* .. 7

COCUCCI ALFREDO E.
El género *Camassia* LINDL. (*Liliaceae*) en Sudamérica 181

COCUCCI ALFREDO E.
El proceso sexual en Angiospermas 407

COCUCCI ALFREDO E. y TERESA EMIL DI FULVIO
Sobre la naturaleza nuclear de los "cuerpos x" 317

COCUCCI ALFREDO E. and WILLIAM A. JENSEN
Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* 23

CORIADI JUAN C.
Estudios sobre los flagelados del látex del "tasi" (*Morrenia odorata, Asclepiadaceae*) en San Luis (Argentina) 305

DI FULVIO TERESA EMIL
Embriología de *Nolana paradoxa* (*Nolanaceae*) 39

DI FULVIO TERESA EMIL
Recuentos cromosómicos en *Heliotropium* (*Boraginaceae*) 89

DI FULVIO TERESA EMIL
Número cromosómico de *Eriosema edule* (GRIS.) BURK. (*Leguminosae*) 401

DI FULVIO TERESA EMIL
Cromosomas gaméticos de *Patagonula americana* L. (*Boraginaceae*) 402

DI FULVIO TERESA EMIL
Ver ALFREDO E. COCUCCI y TERESA EMIL DI FULVIO

HUNZIKER ARMANDO T.
Estudios sobre *Solanaceae*. V. Contribución al conocimiento de *Capsicum* y géneros afines (*Witheringia, Acnistus, Athenaea*, etc.). Primera parte 101

HUNZIKER ARMANDO T.
Parodiodendron gen. nov.: un nuevo género de *Euphorbiaceae* (*Oldfieldioideae*) del noroeste argentino 329

HUNZIKER ARMANDO T.
Estudios sobre *Amaryllidaceae*. III. Sinopsis provisional de *Hieronymiella* y novedades argentinas sobre *Zephyranthes* 343

HUNZIKER ARMANDO T.
Estudios sobre *Solanaceae*. VI. Contribución al conocimiento de *Capsicum* y géneros afines (*Witheringia, Acnistus, Athenaea*, etc.). Segunda parte 393

HUNZIKER J. H., R. A. PALACIOS y A. SORIANO
Hibridación natural en especies sudamericanas de *Larrea* (*Zygophyllaceae*) 55

JENSEN WILLIAM A.
Ver ALFREDO E. COCUCCI y WILLIAM A. JENSEN

NARANJO CARLOS A.
Cariótipos de nueve especies argentinas de *Rhodophiala, Hippeastrum, Zephyranthes* y *Habranthus* (*Amaryllidaceae*) 67

NOHER DE HALAC RITA I.
Nuevos datos sobre la morfología floral de *Barbaceniopsis boliviensis*, con especial referencia a la sexualidad 293

PALACIOS R. A.
Ver J. H. HUNZIKER, R. A. PALACIOS y A. SORIANO

SÁNCHEZ EVANGELINA y JOSÉ A. CARO
Nuevas especies de *Cynodon* (*Gramineae*) de Uruguay y Africa ... 253

SÁNCHEZ EVANGELINA
Ver JOSÉ A. CARO y EVANGELINA SÁNCHEZ

SORIANO A.
Ver J. H. HUNZIKER, R. A. PALACIOS y A. SORIANO

VILLAMIL CARLOS B.
Estudio palinológico de *Phyllanthus marginivillosa* 325

VILLAMIL CARLOS B.
El género *Monanthochloë* (*Gramineae*). Estudios morfológicos y taxonómicos con especial referencia a la especie argentina 369

VILLAMIL CARLOS B.
Sobre la presencia en la Argentina de *Agrostis avenacea* GMEL. y su ubicación sistemática 402

Este tomo se terminó de imprimir el 30 de Junio de 1969, en los talleres gráficos de la Dirección General de Publicaciones de la Universidad Nacional de Córdoba (Ciudad Universitaria) CÓRDOBA.